

МНОГОКЛЕТОЧНАЯ ПРИРОДА КНИДОСПОРИДИЙ И РОЛЬ ПОЛИМЕРИЗАЦИИ И ОЛИГОМЕРИЗАЦИИ В ПРОИСХОЖДЕНИИ МНОГОКЛЕТОЧНОСТИ

С. С. Шульман

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Книдоспоридии рассматриваются как самостоятельная ветвь, достигшая многоклеточного состояния. Разбирается роль полимеризации и олигомеризации гомологичных и гомодинамных органоидов в эволюции простейших и возникновении многоклеточности.

Изучение представителей класса *Cnidosporidia* позволило более четко определить его границы. В этом классе остались в ранге подклассов только *Myxosporidia* и *Actinomyxidina*, основные отличительные признаки которых — многоядерность и многоклеточность, а также дифференцировка и разделение функций ядер и клеток (Шульман, 1966; Исси и Шульман, 1967, 1968).

Вегетативные формы миксоспоридий представляют собой многоядерный синцитий. Вначале предполагалось, что в нем находится два типа ядер: вегетативные и генеративные. Более поздние исследования с помощью электронного микроскопа показали, что так называемые генеративные ядра оказались отдельными амeboидными клетками, активно перемещающимися в многоядерном синцитии (Grassé, 1960; Lom et Puytorac, 1965a, 1965b; Шульман, 1966). Путем ряда делений и дифференциации из таких генеративных клеток образуются многоклеточные споры, состоящие из двух (реже трех, четырех или шести) створок, двух (реже одной, трех, четырех или шести) полярных капсул со стрекательными полярными нитями и одного (реже двух) амeboидного зародыша.

У актиномиксидий вегетативные формы подавлены. Они состоят из четырех (реже большего числа) клеток. Две из них (реже четыре) — соматические клетки, соответствующие многоядерному синцитию с вегетативными ядрами, в дальнейшем превращаются в оболочковые клетки. Из двух внутренних клеток — пропативных, соответствующих генеративным клеткам миксоспоридий, путем еще более сложного процесса деления и дифференцировки возникают споры, состоящие из сравнительно большого числа клеток: трех створок, трех полярных капсул, одной — трех клеток внутренней оболочки и различного числа амeboидных зародышей (одного многоядерного или разного числа одно-, реже двуядерных).

Даже эти краткие характеристики показывают, что миксоспоридии и актиномиксидии не могут быть названы одноклеточными организмами. Поэтому некоторые исследователи исключают книдоспоридий из типа *Protozoa* и считают, что они произошли от многоклеточных животных в результате сильной дегенерации, вызванной их паразитическим образом жизни (Poisson, 1953; Grell, 1956 и другие). Однако пока нельзя установить никаких достоверных связей ни в морфологии, ни в общем плане строения между книдоспоридиями и какими-либо другими многоклеточными животными. Попытка Вейля (Weill, 1938) рассматривать миксоспоридий как

неотеническую форму наркомедуз — *Cuninidae* не нашла себе сторонников, так как базировалась только на присутствии стрекательных капсул и на элементах сходства в жизненном цикле. И то и другое могло возникнуть конвергентно, о чем свидетельствует отсутствие сходства не только в общем плане строения и в морфологии отдельных тканей или клеток, но и в строении самих клеток, снабженных стрекательной нитью. Не может нас удовлетворить и схема регрессивной эволюции, предложенная Готшалком (Gottschalk, 1957): *Mesozoa (Diciemidae) → Actinomyxidia → Myxosporidia → Microsporidia*. *Diciemidae* — сравнительно сложно устроенные организмы, состоящие из относительно большого числа клеток. Наружные клетки у них снабжены ресничками как у взрослых форм, так и у всех поколений личинок, возникающих в процессе сложного жизненного цикла. Стрекательные клетки отсутствуют. У всех остальных групп животных из схемы Готшалка реснички и все другие органы передвижения, кроме псевдоподий, отсутствуют. На протяжении всего их жизненного цикла у всех имеется стрекательная нить, а их жизненный цикл, который к тому же недостаточно хорошо изучен, в меньшей мере сходен с таковым *Mesozoa*, чем, скажем, жизненный цикл дигенетических сосальщиков. Концепция Готшалка основана главным образом на твердом убеждении, что паразитизм всегда ведет к неограниченному упрощению организации. Между тем при паразитизме наряду с упрощением организации чаще наблюдается не уменьшение, а заметное увеличение размеров тела. Само паразитическое животное, как бы оно ни упростилось, в общем не выходит за пределы крупных таксонов, к которым относятся их свободноживущие предки. Поэтому паразитические плоские черви остаются плоскими червями, паразитические круглые черви не выходят за пределы типа круглых червей. То же можно сказать и о паразитических раках, насекомых и других многоклеточных паразитах. Для принятия же взглядов Готшалка нужно признать возможность сперва превращения животного, у которого уже намечается разделение на ткани (*Mesozoa*), в организмы, имеющие только клеточную дифференцировку (*Actinomyxidia* и *Myxosporidia*), а затем уже и в одноклеточный организм (*Microsporidia*). На последнем этапе — переходе к микроспоридиям — функции, которые у микоспоридий или актиномиксидий выполняли отдельные специализированные клетки, должны принять отдельные органоиды, т. е. части единственной сохранившейся клетки, которая к тому же у исходных предков уже не могла не быть сильно специализированной. Считать микоспоридий упростившимися актиномиксидиями также нельзя. Во-первых, у актиномиксидий, имеющих более усложненные споры, вегетативные формы устроены проще, чем у микоспоридий. Во-вторых, строение спор и путь их образования у каждого подкласса столь заметно отличаются друг от друга, что найти связь между этими таксонами можно, только приняв происхождение актиномиксидий и микоспоридий от одного общего, но более примитивно устроенного предка. Кроме того, паразитизм у одноклеточных животных далеко не всегда ведет к регрессу. Таким образом, построение Готшалка представляет собой чисто умозрительную и формальную схему, не подтвержденную фактическим материалом и не оправданную теоретически.

С другой стороны, обращает на себя внимание большое сходство кнidosпоридий с наиболее примитивными представителями животного царства — амебами. Их зародыши и вегетативные формы имеют амeboидный характер, движение осуществляется только с помощью ложноножек, жгутики и другие органоиды движения отсутствуют на протяжении всего жизненного цикла. Поэтому большинство исследователей предпочитает придерживаться мнения, высказанного еще Дофлейном (Doflein, 1901), о происхождении кнidosпоридий от амeb. Этот путь, как мы увидим дальше, биологически более оправдан. Кроме того, он заметно короче и легче осуществим, чем противоположно направленный путь от многоклеточных, что особенно важно для понимания происхождения микоспоридий — филогенетически молодой паразитической группы, возникшей в верхнем

мелу и связанной в своем становлении с костистыми рыбами (Шульман, 1966).

Вместе с тем книдоспоридии отличаются от паразитических амёб, от которых они, по-видимому, произошли, более сложной организацией, проявляющейся в многоядерности и многоклеточности, дифференцировкой ядер и клеток, наличием сложных многоклеточных спор, обеспечивающих расселение на значительные расстояния. Это, несомненно, привело к усилению жизнедеятельности, в результате чего были достигнуты в ряде случаев гигантские для *Protozoa* размеры и широкое распространение сравнительно большого количества видов. Столь существенные отличия от вероятных предков свидетельствуют о наличии ароморфоза.

Следует отметить, что при становлении книдоспоридий не произошло существенных изменений органоидов движения. Казалось бы, это противоречит мнению Северцова (1939), который считает усиление движения одним из атрибутов ароморфоза. Однако отличия книдоспоридий от амёб таковы, что их формирование нельзя не считать результатом ароморфоза. Уже Догель, Полянский и Хейсин (1962) отмечали, что в пределах типа *Protozoa* могут иметь место ароморфозы и без существенных изменений органоидов движения.

Хорошим примером этому может служить подкласс *Radiolaria*, у которых подъем общей энергии жизнедеятельности их организма связан не с усовершенствованием органов движения (активное движение у радиоларий отсутствует), а с развитием пассивной системы — скелета, который, однако, прекрасно обеспечивает им планктонный образ жизни на всех глубинах мирового океана и способствует общему подъему организации по сравнению с подклассом *Rhizopoda*, большому видовому и родовому разнообразию и широкому распространению.

Cnidosporidia завершают одно из самостоятельных направлений эволюции простейших в сторону возникновения многоклеточности. Этот путь филогенетически совершенно независим от основного ствола, идущего от жгутиконосцев и давшего начало всему подцарству *Metazoa*.

Самостоятельная тенденция к образованию многоклеточности наблюдается также у некоторых жгутиконосцев. Ярким примером этому могут служить паразиты *Polychaeta* — представители рода *Haplozon*, который завершает ряд постепенных переходов к многоклеточности в семействе *Blastodinidae* (отр. *Dinoflagellata*). Этот паразитический организм состоит из головной клетки, или трофоцита, прикрепляющейся к стенке кишечника с помощью псевдоподиального стебелька. Трофоцит имеет также набор стилетов и несколько сократительных фибрилл, обеспечивающих ему сгибание и разгибание. Далее следует ряд последовательно отделившихся от трофоцита клеток — гоноцитов, которые, начиная с 7—8 клеток, делятся уже в косо-продольном и иных направлениях на спорциты. В результате образуется длинная (у некоторых видов даже многослойная) пластинка, состоящая из большого числа клеток, соединенных между собой цитоплазматическими мостиками. Только самые задние спорциты отделяются от тела, выводятся из кишки в воду и там дают зооспоры. Обращает внимание не только многоклеточность, но и определенная дифференцировка клеток.

Приблизилась к многоклеточной организации и древовидная колония кругоресничной инфузории *Zoothamnium arbuscula*, состоящая из ряда особей, соединенных между собой стебельками. О высокой степени интеграции этой колонии свидетельствуют цитоплазматическая связь особей, дающая возможность сокращаться колонии целиком, и определенная дифференцировка особей. Часть из них — микрозоиды — служит для осуществления питания и к концу существования колонии погибает, другие более крупные с несколько редуцированным перистомом — макрозоиды — служат в основном для расселения, так как, отрываясь, превращаются в бродяжек, которые, прикрепляясь со временем к субстрату, дают начало новой колонии. Наконец, в строго определенных местах

колонии образуются половые особи: 2 макроконъюганта и много микроконъюгантов.

По мнению ряда исследователей, тип губок самостоятельно произошел от воротничковых жгутиконосцев.

Среди растений также наблюдаются независимые друг от друга переходы к многоклеточности. Это имеет место у грибов, красных водорослей, бурых водорослей и, наконец, у зеленых водорослей. Последние, по-видимому, кроме основного ствола, образовавшего Metaphyta, дали еще не одно направление в сторону образования многоклеточности. Во всяком случае остановившиеся на грани многоклеточности представители сем. *Volvocidae*, несомненно, самостоятельная и хорошо прослеживаемая ветвь в отряде *Phytomonadida*. Такие факты свидетельствуют о наличии у многих групп простейших определенной тенденции к переходу в многоклеточное состояние. Это есть следствие одной общей закономерности, открытой и сформулированной Догелем (1929, 1935, 1947, 1951, 1952): у одноклеточных животных один из основных путей прогрессивной эволюции — полимеризация гомологичных органоидов или частей клетки, имеющих одинаковое происхождение, строение и функцию.

Как известно, первые живые существа имели небольшие размеры, что в какой-то мере согласовалось с несовершенством их организации. Вследствие этого возникла необходимость в большей относительной поверхности, играющей значительную роль в обмене веществ. Так как с увеличением размеров тела его относительная поверхность уменьшается, то естественно, что примитивно устроенные организмы с еще недостаточно высоким уровнем биологических процессов могли иметь только очень малые размеры.

По мнению Догеля, одна из важнейших причин полимеризации — прогрессирующее увеличение размеров животного. При этом, с одной стороны, происходит увеличение объема цитоплазмы, с другой — относительное уменьшение поверхности тела. И то и другое требуют усиления функциональной деятельности органоидов, т. е. соответственного усложнения организма. Для того чтобы в данном случае не уменьшился функциональный эффект ядер и органоидов клетки, что неизбежно приведет к дезинтеграции организма, возможны два пути: 1) увеличение размера органоидов при сохранении их прежнего числа, 2) увеличение числа органоидов при сохранении их прежних размеров. В природе имеют место оба направления.

Примером первого могут служить вытягивание и разрастание макронуклеуса и сократительной вакуоли у крупных (до 1—2 мм) инфузорий — *Stentor*, *Spirostomum*, *Bursaria* (отр. *Heterotricha*), увеличение размеров органоидов при прежнем числе у *Gigantomonas* (отр. *Polymastigina*) и других крупных жгутиконосцев из кишечника термитов, увеличение размеров и усложнение скелета у радиолярий, увеличение размеров ядра у грегарин и т. д.

Хотя увеличение размеров органоидов и имеет место у ряда простейших, но встречается сравнительно редко. Второй путь — увеличение числа органоидов — в природе явно преобладает над первым. Это, по-видимому, определяется тем, что при увеличении числа органоидов происходит общее увеличение их поверхности, с которой большей частью связаны биохимические процессы. При увеличении же размеров органоидов происходит относительное уменьшение поверхности.

Полимеризация — умножение органоидов — обусловлена одним из основных свойств живого организма: способностью к воспроизводству. Многоядерность, например, рассматривается как результат незавершенного деления клеток. Хотя умножение числа некоторых органоидов трудно назвать незавершенным делением клетки, однако это умножение всегда в той или иной степени предшествует процессу деления. Именно поэтому полимеризация — наиболее доступный и распространенный процесс для усиления функции органоидов. Полимеризация большей частью сочетается с усложнением клеточной организации, ибо при увеличении числа

органов должна возникнуть и какая-то координация их деятельности. По-видимому, полимеризация вначале возникает для предотвращения дезинтеграции, а сопутствующее ей усложнение клеточной организации — для усиления интеграции. Поэтому весь процесс полимеризации следует рассматривать как один из путей сохранения и усиления интеграции одноклеточного организма. Именно потому он и стал одним из прогрессивных путей эволюции *Protozoa*.

Однако полимеризацию следует рассматривать как противоречивый процесс. При далеко зашедшей полимеризации, особенно при переходе к многоклеточности, все же может возникнуть дезинтеграция, выражающаяся в большей или меньшей автономности частей клетки или возникших клеток. Для предотвращения дезинтеграции организма, а затем для усиления его интеграции в таких случаях наряду с возникновением различных систем и созданием корреляционных связей служит процесс олигомеризации гомологичных и гомодинамных, имеющих одинаковую функцию, органов и органоидов.

Олигомеризация, как показал глубокий анализ Догеля (1936, 1947, 1952, 1954), может идти тремя основными путями: 1) полная редукция одних органов, которая обычно сопровождается усилением функций у оставшихся; 2) слияние гомологичных зачатков органов; 3) разделение функций гомодинамных органов.

Эти же процессы наблюдаются при олигомеризации органоидов. Олигомеризация обычно сопровождается усложнением оставшихся органов или органоидов и усилением их функционального эффекта. Она, как одно из ведущих направлений прогрессивной эволюции многоклеточных, настолько всесторонне обоснована Догелем, что нет надобности подробно останавливаться на этом в данной статье. Отметим лишь, что она может иметь место и у одноклеточных животных. Наиболее ярким примером этого могут служить инфузории, вполне обоснованно выделяемые в особый подтип *Ciliophora*. Здесь наблюдается олигомеризация самой существенной части клетки — ядра. По мнению Райкова (1957, 1967), Полянского и Райкова (1960), эволюция инфузорий шла вначале по линии полимеризации ядер. Затем возник ядерный дуализм, т. е. разделение их функций на соматические (макронуклеусы) и генеративные (микронуклеусы). Это уже можно считать олигомеризацией. После этого процесс филогенетического преобразования макронуклеусов, ведающих вегетативными функциями, пошел по линии их полиплоидизации, т. е. полимеризации хромосомных наборов (геномов). Такая полимеризация открыла возможность для новой олигомеризации: уменьшение числа ядер в конечном итоге до одного макронуклеуса и одного микронуклеуса. В результате такого процесса, приведшего не только к усилению функциональной деятельности соматического ядра, но и к усилению интеграции клетки, а следовательно, и всего организма, инфузории получили большие возможности для увеличения размеров тела, интенсификации обмена веществ, совершенствования двигательных функций и по сложности своей организации достигли уровня, подчас превышающего уровень некоторых многоклеточных животных.

Полимеризация хромосомных наборов в ядрах, однако, без развития ядерного дуализма имеет место и у некоторых радиолярий (отр. *Phaeodaria*, *Spumellaria*, возможно *Nassellaria*).

Процесс олигомеризации у многих специализированных инфузорий захватывает и двигательные элементы — реснички. Часть их меняет свою функцию и служит для подгона пищи; у некоторых инфузорий наблюдается исчезновение ресничек на отдельных участках поверхности тела; реснички могут сливаться в мембранеллы или в цирри, служащие для ползания по субстрату и для других двигательных функций и т. д.

Что касается книдоспоридий, достигших многоклеточности, то у них процесс олигомеризации выражен слабее и проявляется в дифференцировке и сильной специализации отдельных клеток и ядер, как в вегетативных формах, так особенно в спорах. Наряду с этим в вегетативных формах

микроспоридий возможна и чрезвычайно сильная вторичная полимеризация вегетативных ядер и генеративных клеток (до нескольких миллионов). Следовательно, процесс интеграции у книдоспоридий выражен слабо, хотя и имеет место.

Таким образом, олигомеризация всегда происходит на базе далеко зашедшей полимеризации: у одноклеточных — на базе полимеризации хромосомных наборов, ядер, ресничек или каких-нибудь других органоидов, у многоклеточных — в первую очередь на базе многоклеточного строения, в дальнейшем — на базе множественной закладки органов. Последнее обстоятельство заслуживает особого внимания, ибо оно свидетельствует о том, что и у многоклеточных животных любой олигомеризации предшествует полимерная организация. По-видимому, полимеризация органоидов (реже увеличение их размеров) у одноклеточных животных, равно как и множественная закладка органов у многоклеточных, есть отражение сравнительно часто проявляющейся закономерности в эволюции животных: при усилении функции органоидов или органов прежде всего происходят количественные изменения — увеличение их числа (реже их размеров). Существенные качественные изменения, приводящие к усложнению организации отдельного органоида или органа и усилению их функциональной деятельности, возникают обычно уже во вторую очередь — при олигомеризации.

Следовательно, прогрессивная эволюция животных с момента возникновения клеточных организмов идет по схеме: организм олигомерного строения → организм полимерного строения → организм олигомерного строения на новой основе. Здесь налицо проявление диалектического закона отрицание отрицания, при котором на последнем этапе имеет место не простое отрицание, а синтез, поскольку олигомеризация идет на базе полимеризации и полностью включает ее в себя.

В свете этих данных нельзя согласиться со взглядами Полянского и Райкова (1960) и Райкова (1967), считающих, что полимеризация органоидов как основной путь их прогрессивных эволюционных изменений связана с их определенной структурой. Структура органоидов, зависящая от их молекулярной организации, по мнению авторов, не дает возможности для значительных качественных и количественных изменений, в связи с чем прогрессивно-эволюционные изменения органоидов могут идти почти исключительно по линии полимеризации.

Прежде всего сам термин «полимеризация» свидетельствует о том, что исходным моментом в эволюции органоидов было олигомерное состояние. Следовательно, организм олигомерного строения имел только одну возможность к изменению — полимеризацию. Обратный же процесс — олигомеризация — становится возможным лишь тогда, когда для него создается определенная предпосылка — множественность. Более того, сами органеллы, по-видимому, возникли в результате олигомеризации, происшедшей на первичном диффузном уровне, вследствие чего процессы, происходящие во всех участках клетки, сконцентрировались в строго определенных аппаратах.

Следует отметить, что Шмальгаузен (1960), хотя и не ссылается на теорию Догеля о полимеризации и олигомеризации как путях прогрессивной эволюции животных, однако признает эволюцию именно в такой последовательности: биологическая полимеризация, ведущая к прогрессивной дифференциации и интеграции. Не трудно видеть, что «прогрессивная дифференциация и интеграция» на базе «полимеризации» вполне соответствует термину «олигомеризация» в понимании Догеля. Далее Шмальгаузен считал, что такой процесс происходит на разных уровнях организации. В доклеточной стадии в результате полимеризации, т. е. увеличения числа сходных единиц (генов, митохондрий, молекул важнейших химических веществ и др.), появилась возможность для изменения отдельных элементов без нарушения жизнеспособности организма в целом. Появление новых вариантов создало предпосылки для естественного отбора и дальнейшей эволюции организмов на пути дифференциации их структур

и функции. Эта дифференциация, т. е. обособление и специализация функций, сопровождаемая интеграцией, привела к созданию хромосом и других важнейших органоидов. В дальнейшем процессы полимеризации с последующей дифференциацией и интеграцией, т. е. олигомеризацией, на новых уровнях привели к образованию ядра, к возникновению многохромосомных ядер, многоядерных и, наконец, многоклеточных организмов, где, по словам Шмальгаузена «... полимеризация привела к дифференциации и интеграции многоклеточных структур, органов и систем на высшем уровне организации».

Большую теоретическую ценность представляет указание Шмальгаузена на то, что увеличение числа сходных единиц при биологической полимеризации допускает в известной степени изменение отдельных элементов без нарушения жизнеспособности организма в целом. Эта мысль — существенный вклад в объяснение причин первичности процесса полимеризации в прогрессивной эволюции.

Таким образом, мы вправе считать, что первичность процесса полимеризации при прогрессивной эволюции на каждом новом уровне организации связана с тем, что он позволяет быстро и без существенных перестроек достигнуть интенсификации функции органа или органоида и увеличения его связей с внешней средой и при этом создает надежные условия для новых качественных изменений с последующей олигомеризацией.

В тех сравнительно редких случаях, когда для адаптации к определенным условиям необходимы только изменения размеров, полимеризация может и не произойти. Примером этому могут служить радиолярии, которые достигли существенного прогресса в адаптации к планктонному образу жизни в основном за счет изменения размеров и формы своего скелета.

При оценке прогрессивности той или иной группы животных и того или иного направления в их эволюции нужно учитывать не столько сложность и высоту организации отдельных систем и органов, сколько степень усиления интеграции всего организма. Поэтому становится понятным важное прогрессивное значение указанной выше последовательности процессов полимеризации и олигомеризации, призванных на разных этапах эволюции служить одной и той же цели — сохранению и усилению интеграции организма.

Особенности организменного устройства и связанные с этим различия основных путей прогрессивной эволюции стали причиной и различного влияния паразитического образа жизни на *Protozoa* и *Metazoa* (Шульман, 1966).

Паразитизм обычно способствует увеличению размеров тела. У одноклеточных организмов, как мы уже говорили, любое увеличение размеров требует для сохранения нормального функционирования клетки того или иного усовершенствования клеточной организации (в том числе полимеризации), что соответствует усложнению организации и всего организма. Поэтому мы вправе ожидать у многих паразитических простейших усложнения организации и полимеризации их органоидов.

Действительно, почти в каждой группе простейших паразитические организмы оказываются одними из наиболее высокоорганизованных. Среди инфузорий наиболее высокоорганизованными и интегрированными оказываются представители паразитического семейства *Ophryoscolicidae*. Среди жгутиконосцев — паразитические *Polymastigida* и *Hypermastigida*. На примере первых можно проследить все степени усложнения от низших, еще свободноживущих представителей, обладающих тремя жгутиками (*Trimastix*, *Dallingeria*), к паразитическим четырехжгутиковым или пятижгутиковым (*Trichomonas*, *Pentatrichomonas*), или к четырехжгутиковым, но с очень усложненным парабазальным аппаратом (*Pseudodoevea*), или, наконец, к особям с большим количеством ядер (до 50), жгутиков, парабазальных аппаратов, аксостилей (*Calonympha*).

Хорошим примером могут служить также *Dinoflagellata*, где у представителей уже упоминавшегося сем. *Blastodiniidae* можно проследить бросающееся в глаза усложнение организации: 1) паразитирующая на планктонных животных *Oodinium*, отличающаяся от свободноживущих форм

тем, что в период размножения она последовательно отделяет от себя все уменьшающихся в размерах особей (трофоцит у нее является одновременно и гоноцитом), окружающих каждая своей оболочкой; 2) эктопаразит аппендикулярии *Apodinium*, у которой последовательно отделившийся гоноцит сразу в свою очередь начинает делиться на спороциты, причем вокруг каждого нового гоноцита и трофоцита возникает общая оболочка, в результате чего образуется система вставленных друг в друга оболочек; 3) еще более усложненный паразит кишечника морских веслоногих раков *Blastodinium*; 4) паразит кишечника многощетинковых червей *Haplozoon*, достигший, как мы уже отмечали, уровня многоклеточности.

Многоклеточные книдоспоридии — целиком паразитическая группа — возникли в результате прогрессивной эволюции паразитических амёб. Число примеров подобного рода можно было бы во много раз увеличить, однако нам кажется, что и приведенных вполне достаточно, чтобы показать, какую роль может играть паразитический образ жизни в прогрессивной эволюции одноклеточных животных.

Это, однако, не исключает возможности противоположного влияния паразитизма на простейших. В тех случаях, когда, как например при внутриклеточном паразитизме, не происходит заметного увеличения размеров тела, может иметь место не только отсутствие прогрессивной эволюции, но и определенный регресс организации (малярийный плазмодий, пироплазмы, токсоплазмы, кокцидии и др.).

У многоклеточного паразита увеличение размеров происходит за счет умножения его клеток, большей частью без заметного увеличения размеров последних. Поскольку нормальное функционирование каждой из составляющих его клеток уже обеспечено, а весь организм в целом не нуждается в усилении интеграции и даже в сохранении ее прежнего уровня, постольку у многоклеточного паразита имеет место обратное явление — дезинтеграция и общее упрощение организации, что не исключает высокого развития некоторых систем и органов (например органов прикрепления, воспроизводства и др.).

Cnidosporidia — животные, достигшие наиболее высокого уровня по линии полимеризации, — многоклеточности. Однако они очень мало продвинулись в направлении, в той или иной степени характерном для всех многоклеточных, — усиление интеграции организма за счет олигомеризации. Существенный, но единственный шаг в этом направлении — дифференциация и специализация ядер и клеток, хотя в какой-то мере и усилил интеграцию организма, однако не дал заметных результатов. Книдоспоридии заметно отличаются от других многоклеточных животных простотой своей организации. У них нет тканей и многоклеточных органов. Створки и стрекательные нити, несмотря на их большую специализацию, трудно назвать органами, так как каждый из них представляет собой единственную клетку. Число разных типов клеток также незначительно — самое большое 6—7. Именно поэтому большинство исследователей предпочитают оставлять *Cnidosporidia* в пределах *Protozoa*. Такой уровень организации книдоспоридий, несомненно, связан с различным влиянием паразитизма на одноклеточных и многоклеточных животных.

Предки книдоспоридий — какие-то амёбы — вследствие паразитического образа жизни достигли очень высокого уровня организации. Однако, как только они стали многоклеточными, тот же паразитизм оказался препятствием к их дальнейшему прогрессивному развитию. Вследствие этого эволюция *Cnidosporidia* пошла после несомненного ароморфоза только по пути идиоадаптаций, а сами они так и остались на грани одноклеточного и многоклеточного состояния.

Литература

- (Догель В. А.) Dogiel V. A. 1929. Polymerisation als ein Prinzip der progressiven Entwicklung bei Protozoa. Biol. Zentrbl., 49 (8): 451—469.
Догель В. А. 1935. Происхождение многоклеточности. Природа, 2: 19—26.

- Д о г е л ь В. А. 1936. Олигомеризация гомологичных органов как один из процессов эволюции животных организмов. Арх. анат., гистол. и эмбриол., 15 (3): 101—114.
- Д о г е л ь В. А. 1947. Явление полимеризации и олигомеризации гомологичных органов в животном царстве и их эволюционное значение. Изв. АН СССР, сер. биол., 4: 471—486.
- Д о г е л ь В. А. 1951. Общая протистология. Изд. «Сов. наука»: 1—604.
- Д о г е л ь В. А. 1952. Процесс олигомеризации и полимеризации числа органов во время эволюции животных. Уч. зап. Ленингр. гос. унив., 141, серия биол., 28: 3—44.
- Д о г е л ь В. А. 1954. Олигомеризация гомологичных органов. Л.: 1—366.
- Д о г е л ь В. А., П о л ь а н с к и й Ю. И. и Х е й с и н Е. М. 1962. Общая протозология. Изд. АН СССР, М.—Л.: 1—591.
- И с с и И. В. и Ш у л ь м а н С. С. 1967. О систематическом положении микроспоридий. Паразитол., 1 (2): 151—157.
- П о л ь а н с к и й Ю. И. и Р а й к о в И. Б. 1960. Роль полиплоидии в эволюции простейших. Цитол., 2: 509—518.
- Р а й к о в И. Б. 1957. Реорганизация ядерного аппарата у инфузорий и вопрос о происхождении их двуклеточности. Вестн. Ленингр. гос. унив., серия биол., 3: 21—37.
- Р а й к о в И. Б. 1967. Кариология простейших. Изд. «Наука», Л.: 1—258.
- С е в е р ц о в А. Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. Изд. АН СССР, М.—Л.: 1—591.
- Ш м а л ь г а у з е н И. И. 1960. Основы эволюционного процесса в свете кибернетики. Проблемы кибернетики. М. (4): 121—149.
- Ш у л ь м а н С. С. 1966. Микроспоридии фауны СССР. Изд. «Наука», М.—Л.: 1—504.
- D o f f l e i n F. 1901. Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger nach biologischen Gesichtspunkten dargestellt. Jena: XIII+274.
- G o t t s c h a l k C. 1957. Die Amöbosporeidien. Eine vergleichende Betrachtung ihrer Entwicklungszyklen unter Berücksichtigung ihrer systematischen Stellung im Tierreich. Zeitschr. wissensch. Zool. B, 160 (1/2): 1—38.
- G r a s s é P. P. 1960. Les myxosporidies sont des organismes pluricellulaires. C. R. Acad. sci., 251 (23): 2638—2640.
- G r e l l K. 1956. Protozoology. Berlin—Göttingen—Heidelberg.
- L o m J. a. P u y t o r a c P. 1965a. Electron microscopic studies on myxosporidian morphogenesis. Progress in Protozoology Abstr. papers read at the Second International Conference on Protozoology. Intern. Congr. ser., 91: 205—206.
- L o m J. a. P u y t o r a c P. 1965b. Observations sur l'ultrastructure des trophozoites de myxosporidies. C. R. Acad. sci., 260: 2588—2590.
- P o i s s o n R. 1953. Sous-embranchement des Cnidosporidies. In: Traité de Zoologie, P. P. Grassé (ed.), 1, (2): 1006—1088.
- W e i l l R. 1938. L'interprétation des Cnidosporidies et la valeur taxonomique de leur cnidomes. Leur cycle comparé à la phase larvaire des Narcoméduses Cuninides. Tr. Stat. Zool. Wimpereux, 13: 727—744.

MULTICELLULAR NATURE OF CNIDOSPORIDIANS AND THE ROLE OF POLYMERISATION AND OLIGOMERISATION IN THE ORIGIN OF MULTICELLULARITY

S. S. Shulman

S U M M A R Y

Cnidosporidians are regarded as an independent branch which attained the state of multicellularity. A role of polymerisation and oligomerisation of homologous and homodynamic organelles in the evolution of Protozoa and the origin of multicellularity are discussed.
